第11卷 第1期 昆 虫 学 报 Vol. XI, No. 1
1962 年 3 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA March, 1962

昆虫的变态类型与分类体系

陈 世 骧

变态类型作为昆虫分类的一种根據,可說由來已久[35]。远在林奈以前,著名自然学者史璜默鄧(Swammerdam)和雷約翰(John Ray)即已根據变态現象,制訂"昆虫"的分类体系;当然,那时所指的"昆虫",幾乎包括所有的節足动物和环節动物在內。林奈以后,李区(Leach, 1815)、勃馬斯德(Burmeister, 1829, 1832)和西波尔特(von Siebold, 1848)都以同样观点,研究昆虫分类[35]。他們所提出的系統彼此近似,綜起來說:首先把昆虫分为兩个大类,无变态类(Ametabola)和变态类(Metabola),后者又再分为兩个类羣,半变态类(Hemimetabola)和全变态类(Holometabola)。这个体系如果和目前一般教本上所承認的、以翅为根據的体系比較,如下表所示,是完全符合的。

以翅为根据的昆虫分类	无翅亚綱	有翅亚綱	
		外生翅羣	內生翅羣
以变态为根据的昆虫分类	无变态类	半变态类	全变态类
		变 态 类	

图 1 昆虫綱的两种分类对照表

但是近三十年來,由于昆虫学各方面的研究進展,給昆虫的变态类型和分类体系,提供了不少新的事实和新的概念。因此,本文的目的在于根據目前知識,对昆虫的变态类型作重新研討,并由此联系到昆虫的分类体系,作若干評述。

一、昆虫变态的基本类型

一般划分变态类型,都根据于幼虫从出卵后到成虫发育过程中的外部形体变化,这些变化主要表現在三个方面:1. 体节的增长,例如原尾目幼虫出卵时腹节不全,在幼期內增长。2. 附器的增长,例如腹部附器,在許多昆虫,都于胚后发育过程中逐漸增长。3. 体型的变化,例如全变态类有蛹期,蜉蝣有亚成虫期。

我們研究变态类型,可以从两种不同的观点出发,一种是純粹的发育观点,其目的在于闡明綱內的各种不同发育現象,韦勃尔[34]的变态研究属于此例。另一种是系統学的观点,其目的在于闡明发育类型的系統关系,本篇討論卽属于这个性质。当然,这两种研究是不能截然划分的。

从系統学的观点,我們必須辨別变态的基本类型和次生类型。所謂基本类型系指那些类型,在昆虫的进化史上足以代表主要或重要的发展阶段的,例如半变态和全变态。次生类型則只限于个別类羣,如复变态現象,散見于不同目科,只是一种个別的适应現象;又如介壳虫与粉虱的特殊变态現象,可能是一种有意义的进化趋势,但在昆虫綱的整个发展

史上不占重要地位,因而在系統学上亦沒有重要意义。

从系統学观点,昆虫的变态或胚后发育首先可以分为三大类别,即增节发育(Anamorphosis)、寡节发育(Oligomorphosis)和全节发育(Epimorphosis); 寡节发育是我們新拟的一种发育类型。

增节发育的特点是幼虫在出卵时体节还未长全,在較原始的类型則肢数亦很不全,都要在发育过程中逐漸增长。昆虫綱内仅原尾目属于此类,但在其他节足动物,这类发育现象很普遍,例如三叶虫綱、甲壳綱、腿口綱、多足綱(广义的)前生殖孔类、唇足亚綱的石蜈目和蚰蜒目等,都是增节类。增节发育是最原始的发育类型,因为: 1. 节足动物門内較原始的三叶虫綱、甲壳綱和腿口綱都属此类。2. 在多足綱的四个亚綱内,倍足、寡足和綜合等三个亚綱也属此类,仅在唇足亚綱内,增节与全节两种发育类型同时存在,而比較原始的石蜈类(Lithobiomorpha)和蚰蜒类(Scutigeromorpha),也是增节类。

寡节发育的特点是幼虫出卵时体节少,这和增节类相似,但不同的是它們在发育过程中体节并不增加,直到长成仍保持出卵时原数。弹尾目的胚后发育属于这个类型[1]。弹尾目幼虫体躯仅 9 节,包括胸部 3 节和腹部 6 节,从胚胎发育以至成虫,任何时期內都沒有超过此数。实际上这是一种幼性持續的現象,观察弹尾目成虫的构造,至少有 3 个重要特征,可以說明是幼性的持續。第一,即为腹部保持幼期的 6 节,沒有增加。第二,卵巢的构造和綜合类(Symphyla)幼虫的卵巢构造十分相似,铁格斯[32]研究了一种綜合类 Hanseniella agilis 的胚后发育,說:"除非对事实的解释有錯誤,我們于弹尾目可以看到和綜合类幼虫几乎完全相等的卵巢"。第三,寡节的触角亦是一种幼性特征,在寡足类、綜合类等等,幼虫出卵时触角仅三、四节或五、六节,随着发育而逐漸增加,而弹尾目成虫一般均保持触角 4 节,这就表明是一种幼性持續現象。因此,我們可以称弹尾虫的胚后发育为寡节发育,以与增节和全节发育相区别,它是停育的增节发育。

全节发育[2]的特点是幼虫出卵时已具有成虫的体节数目,故在发育过程中沒有增节現象,昆虫綱內除原尾目和弹尾目外,均属于这个发育类型。从体节不增这一点来看,它和寡节发育相似,但两者的本質完全不同。全节类的幼虫由于出卵时体节已是齐全,故不能再增; 寡节类幼虫則出卵时体节很少,并不齐全,其所以不增,是一种幼性持續的发育現象。換句話誹,寡节类是成虫保持幼虫的体节数目,全节类是雛幼已具有成虫的体节数目。

据此,昆虫的胚后发育,可以区分为上述的三大类别,增节发育是原始的类型,寡节和全节发育是后起的类型。全节发育又可再分为四种类型,呈現这四种不同类型的昆虫称为: 1. 晓变态类(Eometabola), 2. 原变态类(Protometabola 或 Prometabola), 3. 半变态类(Hemimetabola), 4. 全变态类(Holometabola); 晓变态是我們新分的一种发育类型。

近年来关于原始的无翅和有翅昆虫的胚后发育研究表明,原始昆虫的变态发育呈現有两个显著的特点: 1. 成虫期脫皮, 2. 幼虫呈两个类型。双尾目和缨尾目昆虫到性成熟后,仍是或多或少地継續脫皮。現代蜉蝣在成虫期脫皮一次,因而呈現为亚成虫和成虫两

---

1) 铁尔亚得[33]称弹尾目的发育为 Protomorphism, 他认为寡节現象是最原始的現象,这和我們的观点迥不相同,因而沒有采用他的名詞。

2) 作者曾譯全节发育 Epimorphosis 为表变态[3],此名显然不恰当,故改譯今名。

种体形。据沙洛夫研究[1]，二迭紀的一种積翅类(Atactophlebia termitoides)呈現三种翅型，第一类大小不同，第二类翅富于有机物，并在化石上有棕色的影迹；第三类翅透明，只有深色的翅脉；这說明了該積翅类在成虫期脫皮两次，具有两个亚成虫期。

原始昆虫的初期幼虫和較老幼虫显現为两种不同的体型，虽然这两种体型的交替一般是漸进的。以衣魚为例[1]，初出卵的幼虫，"体呈蠋形，胸腹之間分化不大；触角和尾鬚的节数不多；无外生殖附器芽；无纓尾类所特有的鱗被；行动时支撑不在跗节而在趾节上，三节的跗节在功能上成为一个整体，因为跗节之間的关节还不能进行机能活动。胚后发育直到性成熟期为止都是漸进的，并且胸腹也漸化为不同的体节，鱗被显現，行动支撑在跗节上(第三次脫皮后)，生殖肢的外芽显露而且継續发育(第四次脫皮后)，胸节的背板側叶发育，触角、尾鬚及中尾鬚的节数增多"。由此可見衣魚的初期幼虫和較老幼虫之間有显著不同，呈現为两种不同的体型。但是一般說来，原始昆虫的两种幼型的最显明形态标志在于腹部附器(刺突与伸縮泡)之有无，在双尾目和纓尾目，初出卵的幼虫无針突及伸縮泡，几次脫皮后才完全出現；在蜉蝣目幼虫，初孵时亦沒有針突，到了稍老阶段，才以气管鰓的形式出現(图 2)[2]。研究証明(Heymons 1896, Borner 1908)，蜉蝣的气管鰓是由胚

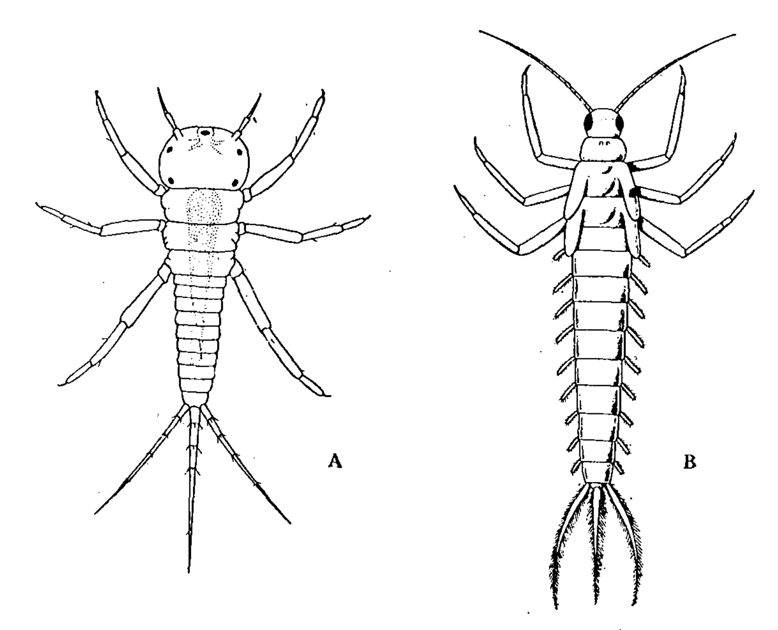


图 2　蜉蝣的两种幼虫类型　A. 无突型 *Ecdyonurus* 雛幼，仿 Gros. B. 針突型古生代 *Phthartus* 幼虫，仿 Handlirsch。

期腹部的附肢芽发生的，它們和无翅昆虫的針突同源。现代蜉蝣一般于腹部 1—7 节具針突，从化石标本說明古生代蜉蝣有在 1—9 节具針突(图 2B)，而古生代積翅类的幼虫亦同样如此。因此，我們可以称原始昆虫的初期幼虫为无突型(Astylate type)，較老具針突的幼虫为針突型(Stylate type)。

不久以前，一般对于无翅亚綱的胚后发育，还都認为是属于无变态之类，虽然費尔也夫(Verhoeff 1910)曾对石蛃作过詳細研究，說明它在胚后发育过程中有显著的形态变化，从外部表現至少不亚于半变态类，而同样地可以称为变态发育。原始昆虫的变态发育和

半变态类比較，显現有两个特点，即上面所講的成虫期脱皮和幼虫期呈两个类型。半变态类由于生殖节前的腹部附器大都已經消失，因而沒有針突型幼虫。

原始昆虫的胚后发育过去研究不多，它們的变态方式，如果按照胚胎学上的已知事实来类推[8]，可能是相当复杂。据目前所知，似乎初步可以分为两个类型，連同一般所承認的半变态和全变态共为四个类型，各型所包含的昆虫类羣和特点如下：

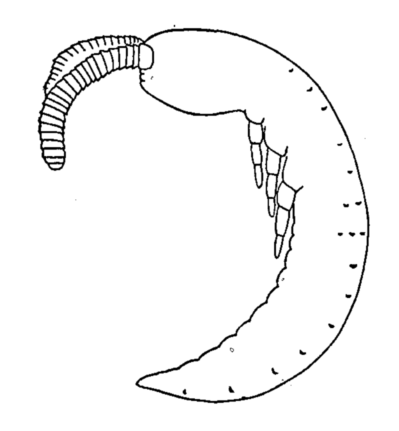


图 3 一种鋏尾虫 *Evalljapyx facetus* 的初龄靜幼，仿 Smith。

1. 晓变态見于双尾目，它的主要特点是第一龄幼虫呈靜止状态，称为靜幼期(Pupoid stage)。据史密斯[29]观察两种鋏尾虫(Evalljapyx 和 Parajapyx)的胚后发育，初孵的无突型幼虫以尾鋏悬于卵壳下，体呈弓弧形，靜止不动，数日后才脱皮。这个靜止幼虫一般体节尙未分清，体毛亦未发达(图 3)，脱皮后第二龄幼虫亦还保持靜止，約 24 小时后才开始活动。史密斯幷根据奥雷利的研究[25]，說明双尾科(Campodeidae)的生活史上亦有类似的靜幼期，因而目前有关双尾目的材料都表明有此現象。靜幼期在寡足类、倍足类、唇足类和弹尾目亦有存在[29]，但不見于纓尾目和蜉蝣目，因而可以認为是一种原始特征。总起来講，晓变态的特点是：成虫期脱皮，幼虫呈无突与針突两型，有靜幼期。

2. 原变态見于纓尾目和蜉蝣目，它的特点是：成虫脱皮一次或多次，幼虫呈无突与針突两型，无靜幼期。原变态和晓变态比較，显然是属于后起的发育类型，是失去靜幼期的变态类型。作者于 1955 年曾討論蜉蝣的变态类型[3]，采取原有名称 Prometabola，譯为原变态类，幷提出理由，認为半变态与全变态共同起源于原变态。当时因未看到基略洛夫[6]、柴拉波金[7]和沙洛夫[1]等苏联学者的著作1)，不知他們已根据不同論点，作有类似的結論。他們把蜉蝣目与纓尾目的变态列为同一类型，这应該說是合理的；我們曾根据蜉蝣有翅，把两者分列，現在依照他們的观点，作了修改。

3. 半变态类包括原有各目除去蜉蝣目，它的特点是成虫期不脱皮，幼虫不分无突与針突两型，但較老幼虫具翅垫，与早期幼虫在外表上亦不完全相同。本型又可分为三个亚型：1. 异口型(Heterognatha)，蜻蜓目属之，其特点为成虫和幼虫均具尾鬚，幼虫口器与成虫不同，特别是下唇特化为捕食器官。2. 有尾型(Urota)，广义的直翅类属之，其特点为成虫和幼虫均具尾鬚，口器相同，幼虫一般有单眼。3. 无尾型(Anurota)，广义的半翅类属之，其特点为成虫和幼虫均无尾鬚，口器相同，幼虫无单眼。

4. 全变态类包括有翅昆虫的其他各目，特点是生活史上具有蛹期，这是其他类型所沒有的。本类大概亦可分为两个亚型：其一，以鞘翅目为典型，其翅芽在化蛹前不久才发生，这显然是一种較原始的特征；其二，以长翅类各目(Panorpoidea)为典型，其翅芽很早在幼体內发生。但是这样的划分还須要进一步研究各目情况，才能肯定。

总起来說，晓变态是原始的类型，原变态起源于晓变态，半变态起源于原变态；至于全

1) 沙洛夫幷把这类变态取名为 Protometabola，这个新名和原名 Prometabola 应为同物异名。

变态的起源，目前有两种說法，一种認为它源出于半变态，另一种認为它和半变态共同起源于原变态。作者曾根据兴登的研究[20]，以蛹和蜉蝣的亚成虫比同，因而認为全变态与半变态均源出于原变态。但是关于蛹态之应为成虫态或幼虫态，昆虫学界还頗有爭論。例如諾伐克[25]根据蛹期所呈現的U形耗氧量曲綫，和半变态类各龄幼虫的后半期耗氧曲綫相同，因而認为蛹态应与半变态类的幼虫态比同，特别是可以和末龄幼虫的后半期比同。关于蛹态的起源，联系到全变态的起源問題，似乎还需要等待更多材料，才可作出定論。

綜上所述，昆虫可以依据其胚后发育类型，归納如下：

一、增节发育类 Anamorpha——原尾目。
二、寡节发育类 Oligomorpha——弹尾目。
三、全节发育类 Epimorpha：
  1. 曉变态类 Eometabola——双尾目。
  2. 原变态类 Prometabola——纓尾目，蜉蝣目。
  3. 半变态类 Hemimetabola：
    1) 异口类 Heterognatha——蜻蜓目。
    2) 有尾类 Urota——襀翅目，蛩蠊目，直翅目，竹节虫目，革翅目，紡足目，网翅目 (Dictyoptera)，白蚁目，缺翅目。
    3) 无尾类 Anurota——嚙虫目，食毛目，虱目，半翅目，纓翅目。
  4. 全变态类 Holometabola——鞘翅目，撚翅目，广翅目(包括蛇蛉目)，脉翅目，膜翅目，軛翅目(Zeugloptera)，长翅目，毛翅目，鱗翅目，双翅目，蚤目。

二、昆虫分类的若干趋势

弹尾虫在泥盆紀地层的发现[28]，可能是推动晚近昆虫系統研究的一个重要因素，虽然对于这个发現的正确性目前还有爭論，但是它給人們以昆虫渊源久远的深刻印象，不能不引起对昆虫系統作进一步研究的要求和兴趣。在这个要求下，近二、三十年来的工作确已获得了显著成果，其中最重要的有四点：第一，說明了弹尾虫的系統地位与其他昆虫相去很远，应該独立成綱。第二，論証了双尾虫与綜合类之間存在有明显的系統关系，因而昆虫的原綜合类(Protosymphyla)起源学說，得到了大多数学者的支持。第三，由于認識到双尾目在昆虫綱內的原始地位，原尾目既不能从类似双尾虫的祖型起源，便亦得分出为独立的綱。第四，在有翅亚綱內，蜉蝣目的原始性得到了进一步的認識，从許多方面，都可說明它是現知有翅昆虫的最原始类型。

有关昆虫分类的現代文献是相当丰富的，詳細評述不是本文的目的，我們在此只拟簡略介紹当前的若干趋势，以便下面对昆虫的变态类型与分类体系作对比討論。应該說明，我們的討論只限于目級以上的分类，目与总目都不在討論之列。

1. 第一級分类——无翅昆虫的分类

首先一个問題是，昆虫作为一个物羣，其下第一級的类羣应該如何划分？这个問題主要联系到无翅昆虫的分类，因为无翅昆虫各目間的系統关系是划分昆虫大类的重要关鍵。

无翅亚綱原来包含有 4 个目：弹尾目、原尾目、双尾目和纓尾目。近代研究表明，这 4 个目彼此之間一方面存在有很大的差异，另方面又显示有不同程度的共同性。因此，当前的昆虫分类，由于学者对各目間的系統关系認識不同，反映为不同的分类趋势。第一种趋势是強調各目之間的殊异性，把 4 个目都提升为亚綱，連同有翅亚綱，組成为昆虫綱內第

一級分类的5个亚綱。目前一般德文教本都采取这个分类,韦勃尔的"昆虫学綱要"便是一个例子[34]。这个系統渊源于亨特立喜[18],亨氏把昆虫划分为4个綱,弹尾綱、双尾綱、纓尾綱和有翅綱,当时原尾虫尚未发現。最近沙洛夫亦把昆虫分为4綱[9],弹尾綱、原尾綱、双尾綱和昆虫綱1),后者包括纓尾目、单尾目(化石昆虫)和有翅昆虫;这个分类与亨氏系統的不同点,是注意到纓尾目与有翅昆虫的密切系統关系。

第二种趋势是強調弹尾目、原尾目和双尾目之間的共同性,特别是內口式口器的共同特征,把无翅亚綱分为內口和外口两类,这是格拉西最初提出的一种分类[17],目前夏奈尔(Jeannel, 1949)、格朗第(Grandi, 1951)等所著的昆虫学专书都采用这个系統。赫磊[19]甚至把整个昆虫綱分为两个大类,內口类(Entognatha)包括上述三目,外口类(Ectognatha)包括纓尾目和有翅昆虫。史諾格拉斯[30]从形态学观点,認为昆虫可以分为三个大类,第一类包括这三个內口目,第二类包括纓尾目,第三类包括有翅昆虫。作者[4]亦曾把昆虫綱分为同样的三类,称为:1. 蚣虫亚綱(Myrientoma),包括內口型3目,代表原始的半蚣半虫阶段;2. 无翅亚綱(Apterentoma),包括石蛃目和衣魚目,代表典型昆虫的原始无翅阶段;3. 有翅亚綱(Pterentoma),卽一般所承認的这个亚綱,代表昆虫发展的有翅阶段。

这3个目的共同特征主要在于內口式口器,其构造基本相同,下顎都以軸节和舌后骨片关連。除此之外,弹尾目和双尾目又在触角构造和胚胎发育等方面,具有共同的多足类特征(原尾目因触角缺如,胚胎发育未經研究,故无从对比),它們的触角于每节或大多数节內具有肌肉,卵在发育期中无羊膜及浆膜,有由中背細胞所形成的背器,其胚体轉动方式与一切其他昆虫不同。

第三种趋势是強調弹尾目和原尾目的孤立地位,把昆虫綱分为三个大类或亚綱,这是伊姆斯所首先提出的分类[21],他的3个亚綱取名为:1. 寡节亚綱(Oligoentomata),包括弹尾目;2. 蚣虫亚綱(Myrientomata),包括原尾目;3. 眞虫亚綱(Euentomata),包括双尾目、纓尾目和有翅昆虫。洛斯(Ross, 1948)的"昆虫学教本"和素木德一(1954)的"昆虫之分类"都采用这个系統。目前不少昆虫学者都有分裂这3个类羣为独立綱的傾向[6],虽然在教本上尚少見,但他們在課堂內已講授这种分类,而在动物学界亦已获得不少支持,例如迈尔等[24]所著的"动物分类学的方法与原理",就把弹尾綱、原尾綱和昆虫綱分立。

弹尾目与原尾目和其他昆虫比較,确有很多重要特征,反映出它們的較为孤立的系統地位。弹尾虫腹部仅6节,生殖系統的构造最原始,沒有外生殖器,生殖巢位于中腸的腹面,构造簡单,其生殖区(germarium)位于側面,无卵巢小管;整个生殖系統,除了生殖孔后位是昆虫特征外,其他方面都与綜合类和倍足类接近。它們在胚胎发育中卵作整体分割,这也和所有其他昆虫不同;至于沒有羊膜和浆膜、有由中背細胞所形成的背器等特点,則和双尾类相同。此外,它們还有許多原始的或特化的特征,例如眼由单眼聚集組成,触角后具有多足类常見的托莫斯伐莱器(Tömösvary organ),沒有尾須,沒有馬氏管,腹部具腹管及跳器等等。

原尾虫的系統地位亦显然是比較孤立,它們和弹尾虫具有若干相同的特征,如生殖巢位于中腸的腹面,生殖孔位于腹部末前节,具有类似托莫斯伐莱器的构造,无尾鬚等等。

---

1) 伊姆斯(1951)和柴伐特金(1953)都曾表示可以采取这个四綱式的分类[9]。

但是它們亦有不少特有的原始性状，如增节变态的发育方式；腹部 12 节齐全；雄虫外生殖器成对，构造簡单；足端节呈单爪式，接近于原始的跗前节形式。它們腹部前三节的附肢亦很特殊，触角缺如，前足形成为感覚器官等等，这些显然都是特化的特征。裴萊士(Berlese, 1909)很早就認为原尾虫应独立为綱。

前面已經提到双尾虫是探索昆虫綱系統发育的一个关鍵性类羣。从其与多足类的关系来講，它們的形体构造与綜合类基本相同[21]，重要的差别在于綜合类生殖孔处于前位，头后十多个体节具足，口器呈外口式等，根据近代研究，特别是鉄格斯关于綜合类的胚胎与胚后发育的研究[31,32]，說明这些差异，并不足以否定两者間的渊源关系。从无翅昆虫各目之間的关系来講，双尾目一方面和弹尾及原尾两目具有若干重要的共同特征，而可組合为內口类，已如上述；另方面它又和纓尾目接近，如腹部均具尾鬚、針突、伸縮泡等附器，构造基本一致，又据伊伟[15]指出，这两目間实存在有中間类型，如外口式口器的双尾类(Ocellia articulicornis)和念珠式触角的纓尾类(Trinemophora michaelseni)。

据上所述，可見当前昆虫分类的几种趋势，实际上包涵有多种不同的看法：无翅昆虫的 4 个目，連同有翅昆虫作为第五单元，可以作出多种不同的組合，昆虫可以划分为二个、三个、四个或五个不同的大羣，种种意見分歧，有如图 4 所示。

1	弹尾目	原尾目	双尾目	纓尾目	有翅亚綱
2	无翅亚綱				有翅亚綱
3.	內口类			外口类	
4	蚣虫亚綱			无翅亚綱	有翅亚綱
5	寡节亚綱	蚣虫亚綱	真虫亚綱		
6	寡节綱	蚣虫綱	昆虫綱		
7	弹尾亚綱	原尾亚綱	纓尾亚綱		有翅亚綱
8	弹尾綱	原尾綱	双尾綱	昆虫綱	
9	弹尾亚綱	原尾亚綱	双尾亚綱	纓尾亚綱	有翅亚綱

图 4　昆虫一級分类的几种方式

1. 有关一級分类的 5 个类羣。2. 勃劳尔系統，即目前一般教本上所采用的。3. 赫聶的分类。4. 作者 1958 年提出的分类。5. 伊姆斯系統。6. 伊姆斯系統的升級。7. 韦勃尔 1938 年的分类。8. 沙洛夫的分类。9. 韦勃尔 1949 年的分类。

2. 第二級分类——有翅昆虫的分类

昆虫綱的第二級分类主要是关联到有翅亚綱的分类，因为按照当前的趋势，无翅各目或将是分出为綱，或将是划分为綱內的一級类羣(亚綱)，基本不存在目以上的二級分类間題。

有翅昆虫的分类常以两个主要特征为依据：翅型的演化和变态类型的演化。这决不是偶然的，因为这是昆虫发展史上的两件大事，而且是相互关連的[3]。

馬諦諾夫[23]根据化石昆虫的研究，指出了昆虫的翅呈現有两个基本类型，代表两个不同的发展方向，具有这两种不同翅型的一类称古翅类(Palaeoptera)，另一类称新翅类(Neoptera)。古翅类包括古网翅目、蜻蜓目、蜉蝣目等等，这类昆虫的翅沒有軛区，专作飞行工具，

于静止时不能复盖背面，只能竪立背面或保持水平状态。新翅类包括其他的有翅昆虫，这类昆虫的翅于静止时复盖背部，除了作为飞行工具外，兼有保护作用，其后翅具有轭域。馬氏訫为两类翅型是各自独立发展的，新翅类不是从古翅类所进化而来。克兰波登[13]根据同样特征，也把有翅昆虫分为相同的两类，称为旧翅类（Archipterygota）和新翅类（Neopterygota），但克氏訫为新翅类系由旧翅类起源。

馬諦諾夫又把新翅类再分为3个类羣：1.多新翅类（Polyneoptera），包括广义的直翅类昆虫、襀翅目、白蚁目和紡足目等；2.寡新翅类（Oligoneoptera），包括全变态类各目；3.准新翅类（Paraneoptera），包括嚙虫目、食毛目、虱目、半翅目、纓翅目等。值得指出的是沙洛夫[4]根据发育过程中的胚轉方式，說明古翅类与准新翅类属于同一类型，而多新翅类与寡新翅类則屬于另一类型。

施凡維奇[27]根据两对翅的不同发展情况，把現代有翅昆虫分为3类：1.双动类（Bimotoria），两对翅平均发展；2.前动类（Anteromotoria），前翅发展，后翅減縮；3.后动类（Posteromotoria），后翅发达，前翅減縮。这是根据翅型演化所提出的两种分类系統，还有其他系統，在此从略。

从变态类型的演化观点，作者曾于1958年提出了一个系統[4]，把有翅亚綱分为3个类羣：1.原变态股，包括蜉蝣目；2.半变态股，包括原来的半变态类除去蜉蝣目；全变态股，相等于原来的內生翅羣。

我們在本章开头已經指出，近代昆虫分类学的重要进展之一是关于蜉蝣目原始性的进一步訫識。蜉蝣目保持有許多原始特征，和纓尾目近似，这是大家所知道的；但是不少原始性状过去不受重視，近年来才有了新的訫識。前面講到，根据变态方式与幼虫类型，蜉蝣目应和纓尾目归为同型，这說明它的发育类型是有翅亚綱內最原始的。蜉蝣的翅型亦很原始，其翅基部构造原始，翅端部縱脉凸凹相間，如褶扇，据爱德門等研究[14]，訫为是最原始的脉型。馬諦諾夫把蜉蝣和蜻蜓两目合組为古翅类，但据格朗第研究[16]，蜉蝣翅基部的骨片不能与其他有翅昆虫的腋片比同，因为一方面，骨片和有关主脉的基部沒有直接联系，另方面又沒有翅屈肌；而蜻蜓翅基部的下骨片，則旣与主脉基部直接关連，又具有翅屈肌，足以証明其为眞正的腋片，和其他有翅昆虫基本相同。因此，这两个目的翅型在外形上虽同呈古翅式，但本質不同，只有蜉蝣的翅，才代表眞正的原始类型。

蜉蝣不仅是現代有翅昆虫的最原始类型，同时亦是所有已知的古生代有翅昆虫的原始类型。很久以来，一般都承訫古网翅目是最原始的有翅昆虫，它的代表种 Stenodictya lobata 是大家所熟悉的。最近陆朗西[22]研究这个种的化石标本，发現它具有吸收式口器，和古半翅目的模式种 Eugereon böckingi 相似。前人对于古网翅虫的口器实际从未見过，只是設想其为咀嚼式，陆氏的发現使我們了解到，古网翅虫虽然保存有許多原始性状，可是它們的口器已經特化，因而作为原始昆虫，便不及同期的蜉蝣那么更有代表性了。

三、变态类型与昆虫分类

上面已就昆虫变态的基本类型和昆虫分类的若干趋势，作了簡略討論。現在我們可以回头看看，根据变态的昆虫分类和根据其他特征的昆虫系統，两者是否吻合？尤其重要的是根据这两方面的材料，我們对昆虫的分类应有怎样的訫識？我們已經看到，一方面，

从变态方式，昆虫可以划分为三个类羣，即增节类(原尾目)、寡节类(弹尾目)和全节类(其他昆虫)；另方面，从胚胎发育和形态构造，弹尾目、原尾目和其他昆虫同样地呈現为三个殊异类羣，具有显著的差别特征。因此，以第一級分类来講，昆虫的变型类型和分类体系，正和目前一般所遵循的体系那样，两者是完全吻合的。但問題是：我們如何看待这三个类羣？作为同綱的三个亚綱呢？还是分出为三个独立的綱？

我們在另一报告內曾經強調指出[5]，一个物羣的分类体系应該着重在反映进化过程，特别是从进化过程中反映阶段发展和阶段繼承关系。昆虫起源于多足类，多足类和昆虫是节足动物进化史上的两个重要阶段，我們曾經論証昆虫的起源[3]，关鍵在于躯体获得了一个作为行动中区的胸部，探考昆虫的多足类祖型的胚后发育，在其初龄幼期应有一个行动中区存在，这个幼期行动中区在成虫期的保持与发展，是昆虫起源的道路。这是特皮尔[10,11]所最初提出的学說，我們作了修改說明。

許多事实表明，弹尾虫和原尾虫虽然都具有一个行动中区的胸部，但在其他方面，它們呈現有很多显著的多足类特征，例如前面提到的托莫斯伐萊器的存在，生殖器官的构造与位置，弹尾虫的胚胎发育与原尾虫的胚后发育等等。因此，在多足类和昆虫之間，我們又可分出三大类别，代表进化的三个不同阶段或不同水平：第一是多足类或眞蚣类，包括寡足类(Pauropoda)、倍足类(Diplopoda)、唇足类(Chilopoda)和綜合类(Symphyla)，它們都具有原始的多足特征。第二是蚣虫类，包括弹尾虫和原尾虫，它們是又蚣又虫或半蚣半虫的类型，一方面具有寡足的昆虫特征，另方面从胚胎和胚后发育以及其他形态构造，又呈現有很多典型的多足类特征。第三是眞虫类，包括纓尾目和有翅昆虫，它們是已經失去了許多多足类特征而发展为典型的昆虫。所以問題是：我們对于弹尾虫和原尾虫作为半蚣半虫的类型，其分类地位应如何落实？这里就牽涉到昆虫的概念和定义問題，我們如果強調行动中区的获得是昆虫进化的特点，那末，弹尾虫和原尾虫便应和其他昆虫归为一綱，以与寡足、倍足等类所組成的多足綱并立。我們如果強調发育类型或其他特征，特别是联系到半蚣半虫的进化水平，那末，弹尾虫和原尾虫可以分出为独立的綱。尤其重要的是当前的昆虫分类必須与多足类的分类对照，蚣、蚣虫和虫三者必須統一考虑。目前多足綱的分类也是趋向于分裂而不是并合，因为寡足、倍足、唇足和綜合四类之間，以及它們和昆虫之間，实际上呈現有复杂的淵源关系。以重要的口器演化来講，寡足和倍足两类属于二顎类(Dignatha)[1)]，唇足、綜合和昆虫三类则属于三顎类(Trignatha)，而綜合类与昆虫又和唇足类不同，其第二对下顎已愈合为下唇而发展为下唇类(Labiata)。因此，目前的分类趋势是把原先的多足綱与昆虫綱分裂为 7 个独立的綱，即：寡足綱、倍足綱、唇足綱、綜合綱、弹尾綱(或寡节綱)、原尾綱(或蚣虫綱)和昆虫綱。結合上面的討論，特别是結合本篇的主題变态类型与分类体系，我們亦得同意采取这样的一个分类系統，这就是說，从变态类型所划分的三个昆虫类羣，可以分立为三个独立的綱。

我們在上一章內已經談到双尾目的地位，它也是接近于半蚣半虫的类型，特别是从胚胎发育和触角的肌肉构造，都显現有蚣的特征，因而有人建議亦把它分出为独立的綱[9]。但是双尾目毕竟和弹尾、原尾两目有别，如果把它归为蚣虫，亦显然是近于虫而远于蚣，它

1) 关于寡足和倍足两类的第二对下顎，目前还是一个爭論的問題。

的腹部附器和胚后发育都和缨尾目基本相同，在两目之間，同时又有明显的中間类型存在。因此，我們从阶段发展的观点来看，双尾目固然亦可以被認为蚣虫类型，但是从阶段継承的观点来看，它更应归納在昆虫綱之內，代表綱內的原始类型，通过它可以探索昆虫的更早祖型。至于弹尾虫和原尾虫則是从多足类最早分出的两支，歧异較大，不能作为眞虫类的原始祖型。可是我們如果維持原来的多足和昆虫两綱的分类系統，那末，在同一綱內，双尾目还是可以和弹尾、原尾两目归納为蚣虫亚綱，代表昆虫发展史上的蚣虫阶段[4]。因为不同类羣的組合，要看我們所定系統的具体情况来决定，強調行动中区为昆虫特征的分类和強調蚣虫进化阶段的分类，对双尾目的隶属地位来講，可以作出不同的处理。

根据上述的分类調整，在弹尾目和原尾目分出以后的昆虫綱，作为一个自然类羣，也显得比較均純，而它和綜合綱的系統关系，也似乎更为明确。这样調整后的昆虫綱可以分为三个亚綱：1. 双尾亚綱，包括双尾目，代表最原始的近蚣昆虫；2. 缨尾亚綱，包括缨尾目，代表原始的典型无翅昆虫；3. 有翅亚綱，包括有翅各目，代表昆虫发展的有翅阶段。分类学者往往不喜多立小綱，宁愿把无翅昆虫合为一个亚綱，以与有翅昆虫对照。在此情况下，亦可把两目列为两股，双尾股与缨尾股，以与下面所講的有翅亚綱分股对照。

关于有翅昆虫的分类，如前章所述，蜉蝣的原始性已可从多方面得到証实，因而有翅昆虫的三个基本变态类型，确可代表系統发育的三个主要阶段。据此，我們把有翅亚綱分为三个股(cohort)，即：原变态股、半变态股和全变态股。目前一般的分类是把本亚綱分为半变态和全变态两类或古翅和新翅两类。和这两种分类比較，我們的三股式分类似乎具有以下的几个优点：第一，它明显地反映出有翅与无翅昆虫之間的进化継承关系，因为蜉蝣目与缨尾目的胚后发育同属原变态类型，以原变态股为原始的有翅类羣，显然更能說明它們与无翅祖型之間的渊源关系和发展継承。第二，它更符合于有翅昆虫的进化事实，因为半变态和全变态都是后起的类型，把蜉蝣归入半变态类，便忽視了它的原始性以及它的变态类型所代表的原始阶段。以蜻蜓和蜉蝣归为同类(古翅类)，作为有翅昆虫发展的原始阶段来講，亦似乎不及蜉蝣单独列类的那么明确，正如前面已經指出，蜻蜓翅型的原始性是大可怀疑的。第三，按照馬諦諾夫的古翅与新翅系統，全变态类作为有翅昆虫发展的高級阶段，便不免要淪为次級单元，因为它将被安排在新翅类之下，不能充分地反映出它在昆虫进化史上的重要地位。

虽然如此，我們的分类亦有不少缺点，例如沙洛夫曾指出[1]，古生代一种積翅类的胚后发育亦是属于原变态型，因而按照这个分类，同目的昆虫在目級以上的系統地位，却要被分列为两个不同类羣，这当然是不合理的。同样的困难亦发生于古翅和新翅的系統，古生代的 Megascecoptera 有一部分种类是古翅型，而另一部分种类却是新翅型。我們知道，通过物种形成的生物进化是漸进的，拉馬克很早就提到，如果我們能找到生物发展史上所有的連續类型，我們的分类工作，怕就难以进行了！

半变态股可再分为三个亚股(Subcohort)：异口亚股(Heterognatha)、有尾亚股(Urota)和无尾亚股(Anurota)。全变态股亦可再分为两个亚股：后动亚股(Posteromotoria)和前动亚股(Anteromotoria)。按照施凡維奇所着重的翅的发展方向，半变态股內的异口亚股等于施氏的双动类，有尾亚股等于施氏的后动类，无尾亚股等于施氏的前动类，而两个全变态亚股則完全采用施氏的名称。和馬諦諾夫的系統比較，除了异口亚股应属古翅类外，有尾

亚股等于他的多新翅类，无尾亚股等于他的准新翅类，全变态股等于他的寡新翅类。半变态类的三亚股之間具有一系列的特征以相互区别，足以表明为三个自然类羣。但是全变态类的两个亚股，除了翅的发展方向不同外，却很少其他的显异特征；虽然如此，以鞘翅目为代表的后动亚股一般下唇腺不发达，在胚后发育过程中翅芽的发生显著較迟，結合这些特征，似乎亦足以說明后动和前动两类，是全变态股发展的两个主要方向。目前一般承認全变态类是由四大类羣所組成，即鞘翅类（Coleoptéroidea）、脉翅类（Neuropteroidea）、膜翅类（Hymenopteroidea）和长翅类（Panorpoidea），四者的系統关系大致如图 5 所示。

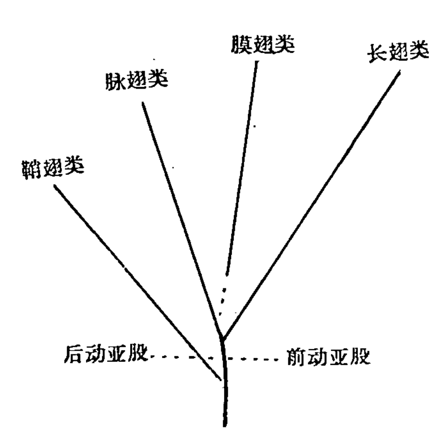


图 5　全变态四大类羣的系統关系图

图 6 是整个分类体系和变态类型的对照表。如果把新体系和作者在 1958 年发表的体系比較[4]，可見其差别仅在于无翅昆虫的分类，关于有翅昆虫部分，两者完全相同，只是更改了三个半变态亚股的名称，以免与原变态亚股雷同，而引起混淆。

寡节綱	蚣虫綱	昆虫綱							
		双尾亚綱	缨尾亚綱	有翅亚綱					
				原变态股	半变态股			全变态股	
					异口亚股	有尾亚股	无尾亚股	后动亚股	前动亚股
弹尾目	原尾目	双尾目	石蛃目 缨尾目	蜉蝣目	蜻蜓目	襀翅目 蛩蠊目 直翅目 竹节虫目 革翅目 网翅目 紡足目 白蚁目 缺翅目	啮虫目 食毛目 虱目 半翅目 缨翅目	鞘翅目 撚翅目	广翅目 脉翅目 膜翅目 长翅目 毛翅目 軛翅目 鳞翅目 双翅目 蚤目
		晓变态	原变态		半变态			全变态	
寡节发育	增节发育	全节发育							

图 6　昆虫的分类系統与变态类型对照表

由于昆虫类羣复杂，常用的分类单元已感不敷，因而我們采用了股和亚股作为补充单元，这和目前一般加用部（Division）、組（Series）等单元似乎較为合适。

总之，昆虫的进化过程經历了如下的几个重要阶段：

多足眞蚣⟶六足蚣虫⟶无翅眞虫⟶有翅原变态类⟶半变态类⟶全变态类。

我們探討蚣与虫的分类系統，即以这个阶段发展的历史过程为理論根据。虽然系統发育的阶段継承是一个历史事实，物羣分綱的标准却可因时不同。如果我們維持多足与

昆虫的两綱分类，在昆虫綱内，弹尾、原尾与双尾三目，不管彼此差异如何巨大，它們既然同处于蚣虫的进化水平，即可归納为同一亚綱(蚣虫亚綱)，以与无翅及有翅两个亚綱并立，以反映蚣虫、无翅真虫及有翅昆虫的三个进化阶段，这就是我們在1958年所提出的昆虫系統[4]。如果多足类分裂为四个綱，弹尾和原尾两目便亦可以分出为綱，在此情况下，双尾目虽然近蚣，但鉴于它和缨尾目之間的明显的渊源关系，应以留在昆虫綱内为合适，借此反映昆虫的原始近蚣阶段，这是本文結合变态类型所采取的分类系統。

全变态股是昆虫进化的最高級、也是最成功的类羣。昆虫种类繁庶，超过全部植物和动物(除昆虫外)的种类总和，而全变态股的种类，又占全部昆虫的88%[12]，我們不难了解，昆虫由于演进为全变态发育类型，才为种类的繁荣发展开辟了道路。

参 考 文 献

[1] 沙洛夫 (Шаров, A. Г.): 1957。昆虫变态的类型及其相互关系。昆虫学譯报，**3** (4): 151—155 (楊平瀾譯，1958)。

[2] 陈世驤: 1945。蜉蝣之两种幼型。中央研究院动物研究所丛刊 (Sinensia), **16**: 32—33。

[3] 陈世驤: 1955。昆虫綱的历史发展。昆虫学报，**5**: 1—43。

[4] 陈世驤: 1958。昆虫分类的一个新系統。科学通报，(4): 110—111。

[5] 陈世驤: 1961。分类学的若干基本概念。昆虫学报，**10**: 321—338。

[6] Гиляров, М. С.: 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд-во АН СССР.

[7] Захваткин, А. А.: 1953. Конспект лекций по эмбриологии насекомых. Сб. научных работ, изд. МГУ.

[8] Шаров. А. Г.: 1957. Сравнительно онтогенетический метод и его значение в филогении (на примере насекомых). *Зоол. журн.*, **36** (1): 64—84.

[9] Шаров, А. Г.: 1959. О системе первичнобескрылых насекомых. Тр. Ин-та морфол. животных, вып. **27**: 175—186.

[10] de Beer, G. R.: 1930. Embryology and evolution, Oxford.

[11] de Beer, G. R.: 1940, 1958. Embryos and ancestors. Oxford.

[12] Carpenter, F. M.: 1953. The geological history and evolution of insects. *American Scientist,* **41**:256—270.

[13] Crampton, G. C.: 1924. The phylogeny and classification of insects. *J. Ent. and Zool.,* **16**:33—47.

[14] Edmunds, G. F. & Traver, J. R.: 1954. The flight mechanics and evolution of the wings of Ephemeroptera, with notes on the archetype insect wing. *Journ. Wash. Acad. Sci.,* **44**(12):390—400.

[15] Ewing, H. E.: 1942. The origin and classification of the Apterygota. *Proc. Ent. Soc.* Wash., **44**: 75—98.

[16] Grandi, M.: 1947. Gli scleriti ascellari degli Odonati, loro morfologia e miologia comparate. *Boll. Ent. Univ. Bologna,* **16**:254—278.

[17] Grassi, B.: 1889. Les ancêtreo des Myriapodes et des Insectes. *Attl. Accad. Lincei.,* Mem. **5**:543—606.

[18] Handlirsch, A.: 1903. Zur Phylogenie der Hexapoden. *Sitz. Nat. Klasse Akad. Wiss.* Wien, **112**:716—738.

[19] Hennig, W.: 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.,* **3**: 1—85.

[20] Hinton, H. E.: 1948. On the origin and function of the pupal stage. *Trans. Ent. Soc.* Lond., **99**: 395—409.

[21] Imms, A. D.: 1936. The ancestry of insects. Trans. Soc. Brit. Ent., **3**:1—32.

[22] Laurentiaux, D.: 1952. Découverte d'un rostre chez *Stenodictya lobata* et le problème des Protohémiptères. *Bull. Soc. géol.* Fr., 6e sér. **2**:233—247.

[23] Martynov, A. V.: 1938. Etude sur l'histoire géologique et de phylogénie des ordes des insectes (Pterygota). *Trav. Inst. Paléontol. Acad. Sci.* URSS, 7(4), 150 pp., 1 pl., 70 figs.

[24] Mayr, E., Linsley, E. G. & Usinger, R. L.: 1953. Methods and Principles of Systematic Zoology. New York.

[25] Novak, V. J. A. & Sláma, K.: 1960. To the question of origin of the pupal instar of the holometa-

bolous insects. The Ontogeny of Insects: 65—69. Prague.
[26] Orelli, M. von: 1956. Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von *Campodea* (Insecta, Apterygota). *Verh. Naturf. Ges.* Basel, **67**:501—574 (未見原著).
[27] Schwanwitsch, B. N.: 1943. Subdivision of Insecta Pterygota into subordinate groups. *Nature,* **152**: 727—28.
[28] Scourfield, D. G.: 1940. The oldest known fossil insect. *Proc. Linn. Soc.* Lond., **152** sess: 113—131.
[29] Smith, L. M.: 1961. Japygidae of North America, 8. Postembryonic development of Parajapyginae and Evalljapyginae (Insecta, Diptera). *Ann. Ent. Soc.* Amer., **54**(3):437—441.
[30] Snodgrass, R. E.: 1952. A textbook of Arthropod Anatomy. New York.
[31] Tiegs, O. W.: 1940. The embryology and affinities of the Symphyla based on a study of *Hanseniella agilis*. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, **82**:1—225.
[32] Tiegs, O. W.: 1945. The post-embryonic development of *Hanseniella agilis* (Symphyla). *Quart. Journ. Micr. Sci.,* **85**:191—328.
[33] Tillyard, R. J.: 1930. A new theory of the evolution of the insects. *Nature,* **126**:996—998.
[34] Weber, H.: 1938, 1954. Grundriss der Insektenkunde. Stuttgart.
[35] Wilson, H. F. & Doner, M. H.: 1937. The historical development of insect classification. Wisconsin.

TYPES OF INSECT METAMORPHOSIS AND A NEW SYSTEM OF INSECT CLASSIFICATION

Sicien H. Chen

In this paper, the types of insect metamorphosis are discussed and a new system of insect classification is proposed.

Of insect metamorphosis, three primary types are recognized:

1. Anamorphosis——Protura,
2. Oligomorphosis——Collembola,
3. Epimorphosis——Diplura, Thysanura, Pterygota.

These three types differ from each other in the development of body segments: in the Anamorpha, the young larva leaves the egg with a small number of postcephalic segments, and postembryonic growth is characterized by an increase in the number of abdominal segments; in the Epimorpha, the young larva, at the time of eclosion, has already been in a state with complete body segments and consequently, there is no increase in segmentation during post-embryonic growth; the Oligomorpha are like the Anamorpha in having oligomerous larvae, but they resemble, on the other hand, the Epimorpha in the fact that the body segments do not increase during the succeeding period of development.

Anamorphosis is regarded the most primitive type of development from which both oligomorphic and epimorphic types were derived. Oligomorphosis is a type of precocious development or neoteny (Imms, 1936) very characteristic of Collembola, and there are at least three important larval features which are evidently retained in the adult stage of these insects, i. e. the six-segmented abdomen, the four- to six-segmented antennae and the larval character in the structure of the gonads. The last mentioned structure has been particularly stressed by Tiegs (1945) who, in discussing the reproductive organs of larval Symphyla, said: "Unless the facts are quite misleading we have in the ovary of Collembola, an organ which is the almost perfect equivalent of the ovary of the larval Symphyla."

The epimorphotic mode of development is again divisible into four types:

1. Eometamorphosis——Diplura,

2. Prometamorphosis——Thysanura, Ephemerida,
3. Hemimetamorphosis——Exopterygota less Ephemerida,
4. Holometamorphosis——Endopterygota.

The Eometabola and Prometabola are characterized in their post-embryonic growth by two very distinctive features: 1, they continue to moult in the adult stage, either once or more times; 2. they possess two types of larvae, the young larvae without abdominal appendages (fig. 2 A) and the old larvae with abdominal styli (fig. 2 B). The Eometabola are further distinguished by the presence of a quiescent first instar (fig. 3) or "pupoid stage", which, as Smith (1961) pointed out, has been also described by various authors for the classes Pauropoda, Diplopoda, Chilopoda, and for the order Collembola. This instar is absent, however, in the Symphyla, Thysanura and Pterygota. It represents, therefore, a primitive feature of development and eometamorphosis, as a distinct type of metamorphosis, should be considered as more primitive than prometamorphosis in which the "pupoid stage" is no longer retained.

The classification of the modes of post-embryonic development discussed above agrees in main line with the general system of insect classification. As recent studies of insect phylogeny have shown: 1. the Collembola and Protura are isolated groups rather remote from the line of true insects, they exhibit many important myriapodous characters and may be considered as semi-myriapoda or myriapoda-insecta; 2. the Diplura are also myriapodous in character from many points of view, but they are distinctly related to the true insects on the one hand and to the Symphyla on the other; 3. the Ephemerida constitute a primitive group very distinct from the other existing groups of Pterygota. Hence the evolutionary history of insects would have passed through the following principal stages:

True Myriapoda → Myriapoda-Insecta → True Insecta (apterous) → Winged Prometabola → Hemimetabola → Holometabola.

In a previous paper (Chen, 1958), we have proposed a classification of insects into three subclasses: 1. subclass Myrientoma, comprising the orders Collembola, Protura and Diplura which represent the Myriapoda-Insecta stage of evolution; 2. subclass Apterentoma, comprising the orders Machilodea and Thysanura which represent true insects of the apterous stage of evolution; 3. subclass Pterentoma, comprising three cohorts, (a) Prometabola with the order Ephemerida, (b) Hemimetabola and (c) Holometabola, which represent the winged stage of insect evolution.

In the present study, stress has been laid on the taxonomic value of metamorphotic characters, and we are led to follow the recent tendency of splitting the Collembola and Protura into separate classes, which seems to be fully justified by the facts in insect development. Among the Pterygota, the separation of Ephemerida as a distinct cohort is also supported by their more primitive mode of development, in addition to many other characters such as the structure of the wings, the articulation of the mandibles, the innervation of the corpora allata, etc. The new system listed below differs thus from the preceding one chiefly in the conception of class, while the classification of the Pterygota remains almost unchanged:

I. Class Oligoentomata——Collembola.
II. Class Myrientomata——Protura.
III. Class Insecta:
  1. Subclass Diplura——Diplura.
  2. Subclass Thysanura——Thysanura.
  3. Subclass Pterygota:
    A. Cohort Prometabola——Ephemerida.
    B. Cohort Hemimetabola:

a. Subcohort Heterognatha——Odonata.

b. Subcohort Urota——Plecoptera, Grylloblattodea, Orthoptera, Phasmida, Dermaptera, Embioptera, Dictyoptera, Isoptera, Zoraptera.

c. Subcohort Anurota——Psocoptera, Mallophaga, Anoplura, Hemiptera, Thysanoptera.

C. Cohort Holometabola:

a. Subcohort Posteromotoria——Coleoptera, Strepsiptera.

b. Subcohort Anteromotoria——Megaloptera (including Raphidioidea), Neuroptera, Hymenoptera, Mecoptera, Trichoptera, Zeugloptera, Lepidoptera, Diptera, Siphonaptera.

The Hemimetabola are arranged in three subcohorts and the Holometabola in two, which are principally characterized as follows:

Subcohort Heterognatha: larva and adult different in the structure of mouthparts; cerci present.

Subcohort Urota: larva and adult with similar mouthparts; cerci well-developed.

Subcohort Anurota: larva and adult with similar mouthparts; cerci absent.

Subcohort Posteromotoria: hind wings dominant.

Subcohort Anteromotoria: fore wings dominant.